BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

333

N° 476 JUILLET-AOUT 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs J. Dorst, C. Lévi et R. Laffitte.

Conseillers scientifiques : Dr M.-L. Bauchot et Dr N. Hallé.

Rédacteur : Mme P. Dupérier.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 476, juillet-août 1977, Zoologie 333

La famille des Haploniscidae (Isopodes, Asellotes) : discussion systématique et phylogénique [1]

par Pierre CHARDY *

Résumé. — La systématique des Haploniscidae est abordée selon deux approches : étude des relations phénotypiques entre espèces par une analyse multicritère et analyse phylogénique à partir d'un petit nombre de caractères privilégiés dont la valeur évolutive est commentée en détail.

Le choix des caractères, de leur système de codage, de la distance taxonomique et de l'algorithme de traitement sont discutés.

L'approche phénotypique repose sur les propriétés complémentaires de l'analyse d'inertie (Analyse des Correspondances, CORDIER, 1966) et de la hiérarchie (algorithme ascendant de ROUX, 1968). Les résultats obtenus permettent de préciser les affinités morphologiques entre les 5 genres et les 73 espèces de la famille étudiée et font apparaître plusieurs coupures au sein du genre *Haploniscus*.

L'hypothèse phylogénique fondée sur le principe de l' « arbre minimum » permet de donner un sens évolutif à la discussion systématique abordée.

Abstract. — Systematic of the Haploniscidae family is cleared by two approaches : phenetic relationships between species through a multiple criteria analysis and phylogenetic attempt based on a few number of characters of which the evolutive meaning is discussed.

Choice and coding of characters, taxonomic distance and mathematical methods are commented.

Phenetic classification is expressed by two complementary techniques : ordination (Analysis of Correspondences, CORDIER, 1966) and hierarchy (cluster analysis of ROUX, 1968).

The resulting scheme provides a picture of the morphological affinities between the 5 genus and the 73 species of this family ; divisions inside genus *Haploniscus* are defined.

A phylogenetic hypothesis, deduced by the minimum steps methods for estimating evolutionary trees, is presented.

INTRODUCTION

Les Haploniscidae Gurjanova, 1938, constituent au sein du sous-ordre des Asellotes l'une des familles les plus représentatives du système profond ; leur vaste répartition spatiale, tant verticale qu'horizontale, en fait l'un des groupes les plus abondamment représentés sur la pente et la plaine abyssale de l'océan mondial. Du point de vue morphologique, les Haploniscidae forment un ensemble taxinomique homogène, où l'absence quasi totale d'ornementation conduit à établir des différences entre espèces sur des critères extrêmement subtils. En outre, un dimorphisme sexuel accusé et un pourcentage relativement

1. Contribution n° 473 du Département Scientifique du Centre Océanographique de Bretagne.

* *Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 BREST, France.*

important de spécimens intersexués (chez certaines espèces) rendent la classification des Haploniscidae particulièrement délicate.

La présente étude se propose de dégager les affinités morphologiques entre les différents représentants de cette famille et d'en discuter les grandes lignes évolutives. Par conséquent, deux approches complémentaires sont envisagées pour tenter d'éclairer la systématique des Haploniscidae : réalisation d'une classification phénotypique conformément aux buts pragmatiques de la systématique traditionnelle ; discussion phylogénique à partir d'une réflexion sur l'évolution de quelques caractères morphologiques.

Matériel et méthodes

La famille des Haploniscidae, dont la liste des espèces est donnée dans l'annexe I, comporte cinq genres : *Haploniscus* Richardson, 1908 ; *Antennuloniscus* Menzies, 1962 ; *Hydroniscus* Hansen, 1916 ; *Abyssoniscus* Birstein, 1971 ; *Aspidoniscus* Menzies et Schultz, 1967. Le genre *Haploniscus* est de très loin le mieux représenté puisqu'il comprend 59 espèces dans l'état actuel de nos connaissances. Les genres *Hydroniscus* et *Antennuloniscus* réunissent chacun 6 espèces alors que *Abyssoniscus* et *Aspidoniscus* sont monospécifiques. Au vu du nombre important d'espèces nouvelles d'Haploniscidae découvertes régulièrement au cours des récentes explorations abyssales (depuis 1962, 64 formes nouvelles ont été décrites) la liste actuelle est très probablement destinée à être enrichie.

Les dernières campagnes abyssales du N.O. « Jean Charcot » (Noratlante, Walda, Biaçores, Biogas I à VI) [1] ont rapporté une riche collection d'Haploniscidae dans laquelle neuf espèces nouvelles ont été décrites (Chardy, 1974 et 1975). Par ailleurs, la consultation des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et du Zoologiske Museum de Copenhague a permis de compléter utilement notre connaissance à propos de cette famille. Néanmoins, devant l'impossibilité de réunir tous les représentants actuellement connus, une fraction non négligeable d'espèces est analysée à travers la description des auteurs. La fragilité de cette dernière source d'information rend plus vulnérable la classification proposée ; cependant, devant l'alternative qui consiste à exclure le matériel qui n'a pu être observé directement, ou à inclure une information extraite de la littérature, la seconde solution a été retenue. L'intérêt d'une classification globale des Haploniscidae justifie à nos yeux un tel choix.

1. Choix des caractères

Les espèces étudiées sont définies sur les caractères morphologiques d'un individu ou d'un petit nombre d'individus (holotype et paratypes), par conséquent la classification proposée en première approche est quasi statique. Les 38 caractères retenus (annexe II) ont été utilisés et commentés par les différents spécialistes du groupe. En fait, la littérature fournit à travers les descriptions d'espèces une liste de caractères beaucoup plus importante ;

1. Noratlante : Atlantique Nord, août-octobre 1969. Walda : Atlantique Sud-Est, juin-août 1971. Biaçores : Atlantique Nord-Est, octobre-novembre 1971. Biogas : 6 campagnes saisonnières dans le golfe de Gascogne, 1972 à 1974.

cependant trois catégories de caractères ont été écartées soit en raison de leur manque d'intérêt, soit par nécessité : les caractères redondants, les caractères diagnostiques de nature trop artificielle (comme certains caractères de clefs) et les caractères non disponibles sur la totalité des espèces.

2. Codage des caractères

Le but du codage est d'assurer une traduction numérique fidèle de l'information brute ; généralement plusieurs catégories de caractères sont réunis. En accord avec Benzecri (1973), le codage effectué distingue :

— des caractères attributifs (présence-absence) codés 0 ou 1. Ce sont les caractères 24, 25, 26, 27, 28, 33, 34, 35, 36, 38 du tableau II ;

— des caractères bivalents (du type épineux ou arrondi, continu ou discontinu..). codés 0 ou 1 : caractères 2, 4, 5, 8, 12, 13, 16, 17, 21, 22, 23 ;

— des caractères multivalents mesurables (rapport de taille, dénombrement d'articles...) codés par la combinaison de 2 bits ; 00, 01, 11 : caractères 1, 3, 9, 10, 11, 14, 15, 18, 19, 20, 27, 29, 31, 32, 37, et des caractères multivalents non mesurables (concave, droit, convexe) codés 10, 00, 01 : caractères 6, 7, 30.

Afin d'assurer une certaine homogénéité aux données, les caractères sont tous codés en binaire.

Tel quel, le codage fait apparaître un déséquilibre entre le poids accordé aux caractères attributifs et bivalents, définis par un seul « bit », et le poids des caractères multivalents, définis par un couple de « bits ». Pour rétablir ce déséquilibre le codage des caractères attributifs est doublé, et celui des caractères bivalents est complété par une variable virtuelle, complément à 1 de la variable logique (ou réelle). Ce procédé permet d'éviter l'ambiguïté du choix de l'attribution d'un élément logique (0 ou 1) à un caractère bivalent. En effet, aucune règle ne permet de décider par exemple entre l'attribution : "rond = 0 ; pointu = 1", et l'attribution inverse.

3. Méthode de traitement

Choix de la distance

L'estimation de la ressemblance taxinomique est effectuée par le calcul de la distance du χ^2 entre chaque paire d'espèces. La distance entre les espèces « i_1 » et « i_2 » est :

$$d^2 (i_1, i_2) = \sum_{j=1}^{n} \frac{1}{TJ (j)} \left(\frac{X (i_1, j)}{TI (i_1)} - \frac{X (i_2, j)}{TI (i_2)} \right)^2$$

TJ (j) est la somme des éléments positifs du caractère j.
TI (i_1) est la somme des caractères positifs de l'espèce i_1.
TI (i_2) est la somme des caractères positifs de l'espèce i_2.
Les X (i, j) représentent les éléments de la matrice à traiter comprenant « n » caractères et « p » espèces.

Les propriétés du χ^2 ont été largement commentées par Benzecri (1973), inspirateur de l'Analyse des Correspondances. Les implications pratiques de l'utilisation d'une telle distance en taxinomie sont les suivantes :

Le facteur TI(i) a une influence limitée car sa valeur varie peu, en général, d'une espèce à l'autre.

Par contre, le terme $\frac{1}{TJ(j)}$ correspond à une pondération des caractères et conduit à accorder un poids plus important aux caractères les moins fréquents (qui sont généralement les plus discriminants). Dans une discussion méthodologique Smirnov (1968) remet en question le principe Adansonien de l'égalité de poids pour tous les caractères, principe adopté par Sokal et Sneath (1963) au nom d'une plus grande objectivité. Son raisonnement le conduit à bâtir une distance (index t) dont les propriétés probabilistes sont à rapprocher du χ^2. Dans l'optique de ce travail, qui est celle d'une systématique pragmatique impliquant nécessairement une part d'arbitraire, la reconnaissance de caractères ayant une valeur taxinomique plus importante que d'autres paraît raisonnable et le recours au raisonnement de Smirnov justifié.

Ordination et hiérarchie

Deux méthodes de classification sont utilisées conjointement dans cette étude : l'Analyse des Correspondances (Cordier, 1965) et l'Analyse hiérarchique selon l'algorithme ascendant développé par Roux (1968, *in* Benzecri, 1973).

L'Analyse des Correspondances peut se définir comme une analyse d'inertie utilisant la distance du χ^2, dont l'intérêt vient d'être discuté. Le principe de la méthode est largement commenté par Benzecri (1973) ; par ailleurs les applications sont suffisamment nombreuses pour qu'il soit inutile d'en reproduire ici le développement mathématique. Du point de vue pratique, comme toute ordination, cette méthode met davantage l'accent sur les gradients, solutions de continuité entre groupements taxinomiques, que sur les coupures.

La hiérarchie est le système de classification le plus répandu en systématique. Simpson (1961 : 13) en donne la définition générale suivante : « A hierarchy is a systematic framework for zoological classification with a sequence of classes (or sets) at different levels in which each class except the lowest includes one or more subordinate class ». Cette méthode, en usage depuis Linné, met davantage l'accent sur les discontinuités entre groupements d'espèces et fournit peu de renseignements sur la position des formes intermédiaires.

Pour comparer les résultats obtenus, l'analyse hiérarchique utilise également la distance du χ^2. Le principe de l'algorithme ascendant consiste à regrouper successivement les agrégats dont la fusion donne naissance à un nouvel agrégat de diamètre le plus petit possible.

Ces deux approches complémentaires ont pour objectif la réalisation d'un schéma global des relations phénotypiques entre espèces, afin de fournir une base de réflexion aux discussions systématiques.

II. Résultats

1. Ordination

La répartition des 73 espèces dans l'espace défini par les trois premiers axes de l'Analyse des Correspondances (fig. 1 et 2) suggère les commentaires suivants :

Les genres *Hydroniscus* et *Antennuloniscus* sont remarquablement bien définis et ce schéma leur confère une valeur systématique indiscutable. La fragilité du genre *Antennuloniscus*, contesté par Wolff (1962), puis rétabli par Menzies (1967), est essentiellement due aux faiblesses de la première diagnose (Menzies, 1962). En fait, la révision de Menzies et Schultz (1967) apporte des caractères génériques supplémentaires dont la présente analyse confirme l'importance. Ces caractères ont essentiellement trait à la morphologie du pédoncule antennaire : 5e et 6e articles pédonculaires de A_1 fusionnés ; partie distale du dernier article pédonculaire de A_1 terminée par un processus spiniforme ; 3e article du pédoncule antennaire pourvu d'une gouttière longitudinale. De même, la révision de la position systématique de l'espèce *Haploniscus rostratus* (47) par Menzies et Schultz, 1967 (attribuée primitivement au genre *Antennuloniscus*), est pleinement justifiée par sa situation dans l'espace factoriel I-II (fig. 1) au sein des *Haploniscus*.

Les genres monospécifiques *Abyssoniscus* (AB) et *Aspidoniscus* (AS) sont relativement

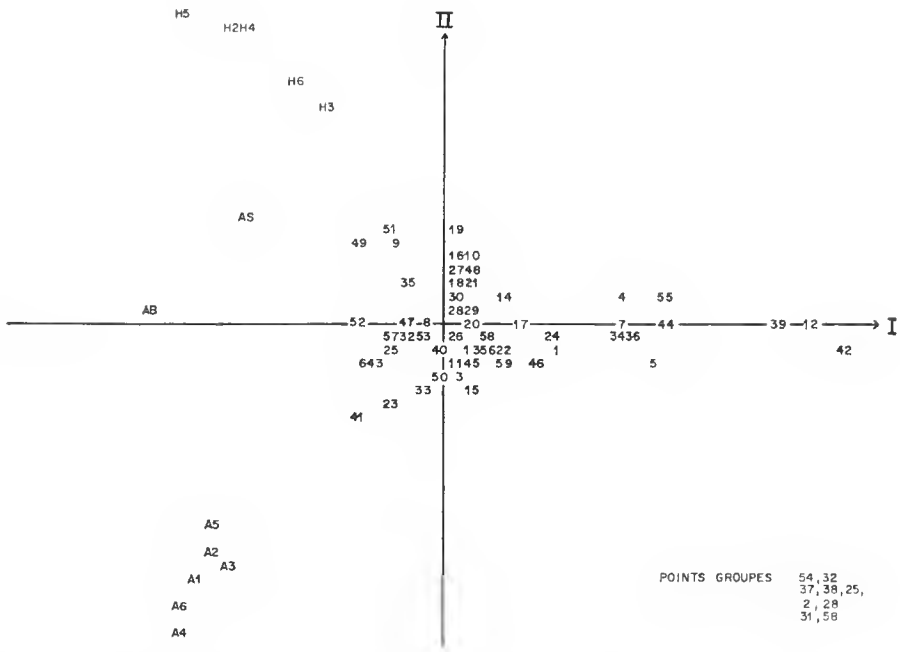

Fig. 1. — Analyse des correspondances. Répartition des 73 espèces dans le plan défini par les axes I et II (le codage des espèces est consigné dans le tableau I). Les points confondus sont indiqués : seul le dernier point de la liste « points groupés » est figuré sur le graphique.

bien individualisés ; notons néanmoins la position intermédiaire de *Aspidoniscus perplexus* située entre les genres *Hydroniscus* et *Abyssoniscus* (visible dans les plans I-II et II-III).

De fait, *Aspidoniscus perplexus* réunit des caractères que l'on rencontre, isolément ou non, chez ces deux derniers genres, entre autres : telson terminé en pointe (caractéristique d'*Abyssoniscus*), absence d'angles latéro-postérieurs et uropodes non visibles dorsalement (*Abyssoniscus* et une partie des *Hydroniscus* ; exceptionnels chez *Haploniscus*), absence de distinction marquée entre le pédoncule et le flagellum de A_1 et A_2 (*Hydroniscus*). En dépit de cet aspect mosaïque le genre *Aspidoniscus* possède un caractère exclusif (uropode transformé en gourdin) qui justifie sa valeur systématique au sens de Menzies et Schultz (1967).

La visualisation globale des cinq genres dans le plan I-II (fig. 1) permet de repérer les espèces intermédiaires et de préciser l'importance des affinités mises en évidence. *Haploniscus ingolfi* (23) et *H. pygmaeus* (41) présentent une tendance à se rapprocher du genre *Antennuloniscus*, explicable par la présence d'un processus spiniforme à l'extrémité du 6e article pédonculaire de A_1. Par ailleurs, la fusion dorsale des prns. 5-6-7 et du pléon chez *Haploniscus telus* (51), *H. spatulifrons* (49) et *H. charcoti* (9) confère à ces espèces une affinité morphologique avec le genre *Hydroniscus*. Il faut noter cependant que les affinités en question sont peu accusées et qu'en fait, il n'existe pas de formes intermédiaires vraies entre le genre *Haploniscus* et les genres voisins.

Par l'extraction des principales sources de variation, l'analyse d'inertie met logiquement en évidence les variations inter-génériques au détriment des variations intra-génériques,

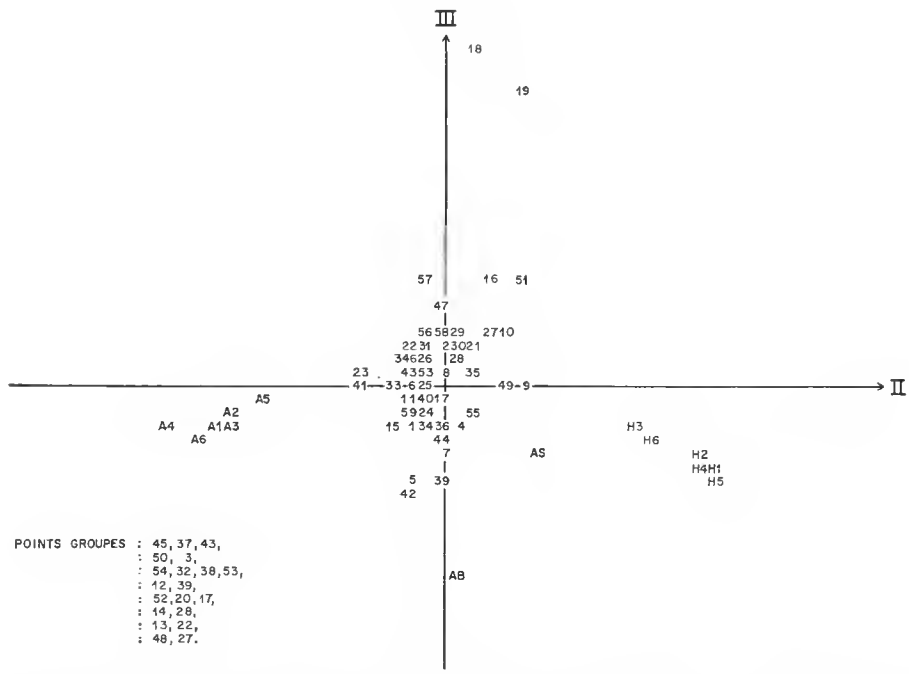

Fig. 2. — Analyse des correspondances. Répartition des 73 espèces de la famille des Haploniscidae dans le plan défini par les axes II et III (le codage des espèces est consigné dans le tableau I). Pour les points confondus cf. fig. 1.

dont l'importance est supposée secondaire. Dans ce sens, les précédentes remarques sont pleinement en accord avec les auteurs ayant contribué à la connaissance des Haploniscidae, et l'analyse ne restitue qu'un résumé graphique des différents commentaires répartis dans la littérature. Cependant, dès l'extraction des premiers axes, on note un éclatement du genre *Haploniscus* avec l'apparition d'un groupe de trois espèces à l'extrémité positive de l'axe I (fig. 1) constitué par *Haploniscus princeps* (39), *H. elevatus* (12), et *H. quadrifrons* (42), ainsi que l'isolement de deux espèces, *H. gratus* (19) et *H. gratissimus* (20), au pôle positif de l'axe III (fig. 2). Le premier groupe réunit les espèces dont les péréionites 2, 3 et 4 sont transformés et développés latéralement en un processus dirigé vers l'avant. Entre l'ensemble des *Haploniscus*, répartis autour de l'origine des axes I et II et les espèces 39, 12 et 42, il existe un groupe d'espèces intermédiaires possédant le même type de transformations, visibles surtout sur le prn. 4 et beaucoup moins accusées. Ces espèces sont : *H. tuberculatus* (57), *H. reyssi* (44), *H. belyaevi* (5), *H. parallelus* (36), *H. ovalis* (34), *H. bruuni* (7), *H. armadilloides* (4).

L'isolement de *H. gratus* et *H. gratissimus* est essentiellement dû au développement, que l'on peut qualifier d'aberrant, des angles latéro-postérieurs du pléotelson. D'autres caractères, tels que la forme globuleuse du pléotelson, la compression du bord latéral du prn. 7, l'existence d'une protubérance découpée sur le 3e article pédonculaire de A_2, confèrent à ces deux espèces une originalité indiscutable.

La position de ces deux groupes particuliers dans l'espace factoriel défini par les trois premiers axes d'inertie montre clairement que l'analyse leur accorde autant d'importance qu'aux groupes constitués par les genres établis. Une discussion sur l'opportunité de modifier la classification du genre *Haploniscus* sera abordée dans une réflexion ultérieure.

2. Hiérarchie

Alors que l'ordination se propose de résumer l'information disponible à quelques axes essentiels, l'analyse hiérarchique fournit un schéma de classification bâti sur la totalité de l'information. L'arbre, ou dendrogramme, qui en est l'expression graphique (fig. 3), offre une solution relativement complète permettant d'aborder les divisions au sein du genre *Haploniscus*.

La hiérarchie proposée comporte vingt niveaux. Le choix du nombre de niveaux est une convention parfaitement arbitraire. Simpson (1961) rappelle que l'utilisation d'un nombre particulier de niveaux est un artifice imposé par une nécessité pratique, qui ne correspond à rien dans la nature. Le bon sens réclame néanmoins de ne pas demander plus de niveaux que de caractères utilisés dans le calcul des distances.

Pour l'essentiel, le dendrogramme (fig. 3) confirme les résultats de la précédente analyse à savoir l'isolement très net, sans ambiguïté aucune, des cinq genres de la famille des Haploniscidae. Ce chapitre sera donc essentiellement consacré aux affinités systématiques à l'intérieur des trois genres plurispécifiques, conformément aux buts de la méthode employée.

Antennuloniscus

Ce genre relativement homogène n'est partagé par aucune coupure. *A. dimoceras*, *A. dilatatus*, *A. armatus* présentent une étroite affinité morphologique essentiellement due

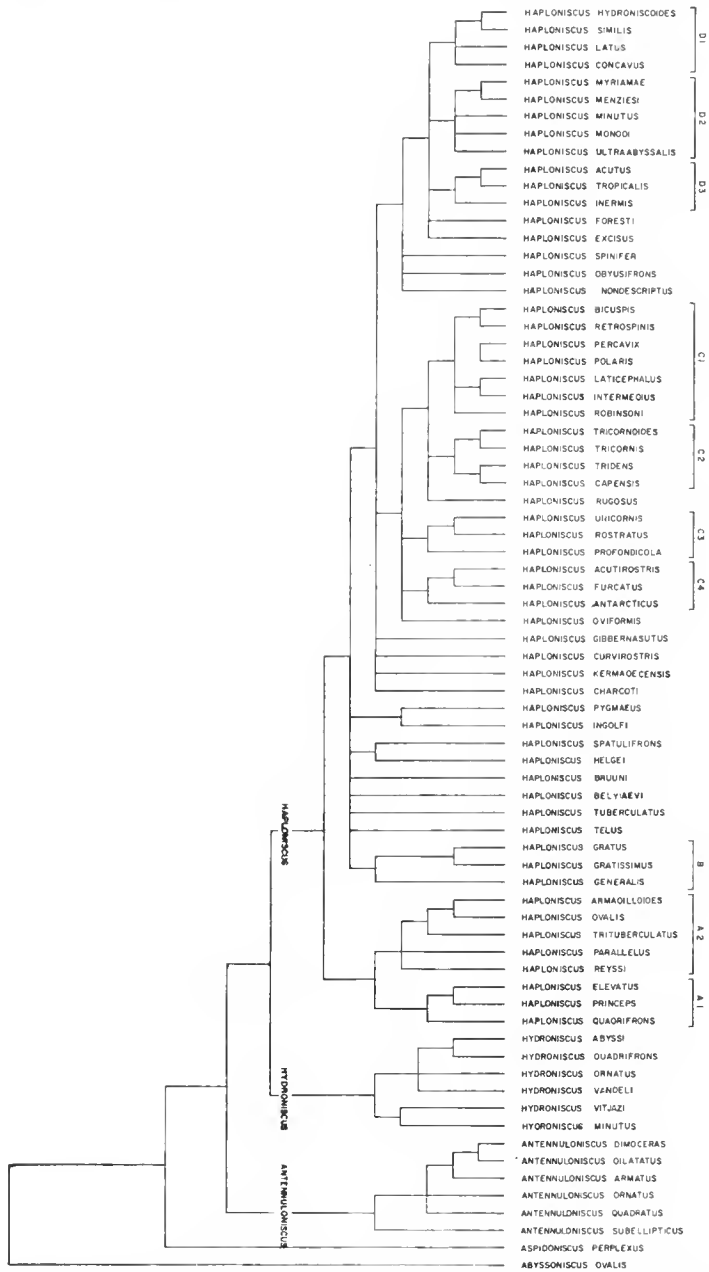

Fig. 3. — Dendrogramme des relations phénotypiques entre les 73 espèces de la famille des Haploniscidae. Distance = χ^2.

à la présence d'un rostre bien défini ainsi qu'au développement des angles postérieurs du pléon. Par la silhouette du corps, aux bords latéraux convexes, *A. subellipticus* est relativement isolé au sein de ce genre.

Hydroniscus

Le dendrogramme montre l'existence d'une coupure entre les espèces atlantiques (*H. abyssi*, *H. quadrifrons*, *H. ornatus*, *H. vandeli*) et les espèces pacifiques (*H. minutus*, *H. vitjazi*). La transformation du prn. 4 en un processus aigu dirigé vers l'arrière chez le groupe « pacifique » semble être le facteur de discrimination le plus important.

Haploniscus

Tout l'intérêt de l'analyse hiérarchique réside dans l'étude des affinités morphologiques au sein du genre *Haploniscus*. L'examen du dendrogramme (fig. 3) révèle l'existence de quatre groupes et neuf sous-groupes, dont le niveau et l'homogénéité faunistique sont variables. Un certain nombre d'espèces n'ont pu être classées en raison de leur appartenance incertaine vis-à-vis du système dégagé ; elles sont considérées en tant qu'espèces satellites.

Groupe A

Les espèces réunies dans ce groupe ont le bord latéral du prn. 4 transformé en un processus dirigé vers l'avant, plus ou moins développé. Groupe exclusivement atlantique.

Sous-groupe A_1 : La transformation du prn. 4 est très prononcée ; les péréionites 2 et 3 ont une structure analogue au prn. 4. Céphalon de forme quadrangulaire, sans rostre nettement défini. Limite entre le prn. 7 et le pléon franchement discontinue. Telson relativement court par rapport à la taille du corps. Ce sous-groupe, déjà clairement souligné par l'Analyse des Correspondances, réunit trois espèces localisées dans l'Atlantique Sud-Est : *H. elevatus*, *H. princeps* et *H. quadrifrons*.

Sous-groupe A_2 : La transformation du prn. 4 est beaucoup moins prononcée. Les prns. 2 et 3 sont peu modifiés. Moins bien individualisé que A_1, cet ensemble possède également une répartition géographique plus vaste (Atlantique Nord et Sud). On remarque l'étroite parenté existant entre *H. armadilloides*, *H. ovalis* et *H. trituberculatus* explicable par la transformation de l'angle inférieur du prn. 4 en une pointe dirigée vers l'arrière. Les liens de *H. parallelus* et *H. reyssi* avec ces trois dernières espèces sont plus lâches.

Groupe B

Ce groupe comprend trois espèces caractérisées par le développement des angles postérieurs du telson. La présence d'une protubérance conique découpée sur le 3e segment pédonculaire de A_1 et l'amincissement du bord latéral du prn. 7. L'originalité de ce groupe est surtout remarquable chez *H. gratus* et *H. gratissimus* dont les liens de parenté ont déjà été révélés par la précédente analyse. Bien que le développement des angles postérieurs

du pléon chez *H. generalis* soit plus modeste que chez les deux précédentes espèces, son appartenance au groupe B est pleinement justifiée par les caractères évoqués plus haut. Ce groupe est localisé dans la fosse du Pérou, au-delà de 3 000 m de profondeur.

Les groupes suivants, C et D, semblent être beaucoup plus artificiels que les ensembles faunistiques évoqués ci-dessus. En fait, nous entrons dans le nuage de points non dissociés par l'Analyse des Correspondances, ce qui implique un niveau de discrimination beaucoup plus subtil.

Groupe C

Ce groupe réunit toutes les espèces possédant un rostre, simple ou composé. Ce groupe très hétérogène comprend quatre sous-groupes et de nombreuses espèces satellites.

Sous-groupe C_1 : Rostre simple, plus large à la base que long ; prn. 7 et pléon soudés dorsalement ; cephalon beaucoup plus large que long. Trois couples d'espèces étroitement liés constituent le sous-groupe : *H. bicuspis* et *H. retrospinis* dont le telson est court ; *H. percavix* et *H. polaris* au telson plus allongé ; *H. laticephalus* et *H. intermedius* dont le prn. 4 est modifié en une pointe dirigée vers l'arrière. Les 4 premières espèces sont localisées dans l'océan Atlantique et les deux dernières dans l'océan Pacifique : *H. robinsoni* doit être considérée comme une espèce satellite de C_1 en raison de la forme particulière du corps, notamment de l'allongement du céphalon.

Sous-groupe C_2 : Rostre découpé, situé au milieu d'une dépression de la ligne frontale du céphalon ; bord inférieur du prn. 4 et bord supérieur du prn. 5 dentelés ou hérissés de poils ; prn. 7 et pléon soudés dorsalement. Les espèces représentées en C_2 sont soit des formes allongées telles que *H. tricornis* et *H. tricornoides*, soit des formes ramassées comme *H. tridens* et *H. capensis*. Avec le rostre bifide et la ligne frontale rectiligne, *H. rugosus* est une espèce satellite du C_2.

Sous-groupe C_3 : Rostre simple, plus long que large, céphalon étroit, pléon allongé ; bord latéral prn. 4 orné d'une pointe antérieure et d'une pointe postérieure ; prn. 7 soudé au pléon. C_3 réunit trois espèces : *H. profundicola*, *H. unicornis* et *H. rostratus* dont la répartition géographique est pacifique et atlantique.

Sous-groupe C_4 : Rostre simple ; pas de fusion médio-dorsale entre le prn. 7 et le pléon. Ligne latérale franchement discontinue au niveau des prn. 6-7 et prn. 7 — pléon.

H. oviformis, proche de C_1, demeure néanmoins à part au sein du groupe C en raison de la fusion des prn. 5-6-7 et du pléon.

Au groupe C est rattaché un ensemble hétérogène d'espèces satellites dont le seul trait commun entre elles est de posséder un rostre recourbé (*H. gibbernasutus*, *H. curvirostris*, *H. kermadecensis*, *H. charcoti*).

Groupe D

Plus homogène que le groupe précédent, cet ensemble réunit les espèces dont le céphalon, dépourvu de rostre, possède une ligne frontale convexe. Le prn. 7 est toujours fusionné avec le pléon. Trois sous-groupes sont envisagés :

Sous-groupe D_1 : Angle inférieur du prn. 4 orné d'une pointe ; prn. 5-6-7 et pléon fusionnés dorsalement. Les représentants de D_1 sont tous localisés dans l'océan Pacifique : *H. hydro-*

niscoides et *H. similis* présentent une affinité morphologique remarquable tandis que les liens entre *H. latus* et *H. concavus* sont certainement plus artificiels.

Sous-groupe D_2 : Céphalon modérément concave, avec parfois une légère convexité médiane ; angle inférieur du prn. 4 muni d'une pointe ; prn. 6-7 et pléon fusionnés dorsalement. Les espèces réunies dans D_2 sont présentes soit dans l'Atlantique (*H. myriamae*, *H. monodi*, *H. minutus*) soit dans le Pacifique (*H. menziesi*, *H. ultraabyssalis*).

Sous-groupe D_3 : Ligne frontale concave ; angle inférieur du prn. 4 muni d'une pointe dirigée vers l'arrière et angle supérieur du prn. 5 armé d'une pointe dirigée vers l'avant. Prn. 7 et pléon sondés dorsalement. *H. acutus* et *H. tropicalis* présentent des liens de parenté très étroits en raison de l'allongement du telson et de la réduction du prn. 7. Ces deux espèces sont représentées dans l'Atlantique Sud. La présence d'une limite, visible dorsalement, entre les prns. 5 et 6 et les prns. 6 et 7, classe *H. inermis* au sein du sous-groupe D_3. Cependant, la ligne frontale du céphalon bornée par 2 angles aigus de chaque côté rapproche cette espèce du sous-groupe D_1, et notamment de *H. hydroniscoides*. De plus, *H. inermis* étant localisée dans l'océan Pacifique, comme les espèces de D_1, sa place dans le sous-groupe D_3 paraît discutable.

Deux espèces n'ont pu être classées dans le groupe D malgré la présence d'une ligne frontale concave : *H. foresti*, seule espèce de ce groupe à posséder les prn. 6-7 et le pléon fusionnés, et *H. excisus* dont les prns 5, 6 et 7 sont parfaitement distincts.

Les espèces satellites du groupe D sont constituées par des formes dont la ligne frontale du céphalon est droite (*H. spinifer*) ou convexe (*H. obtusifrons*, *H. nondescriptus*) mais qui ne possèdent pas de rostre véritable. Ces espèces sont intermédiaires entre le groupe C et le groupe D.

Il reste une série de huit espèces non classées par le dendrogramme qui ne sont pas susceptibles d'être rattachées à un groupe en tant qu'espèces satellites. Parmi cet ensemble, deux couples d'espèces présentent des affinités morphologiques : *H. pygmaeus* et *H. ingolfi* caractérisées par la présence d'un processus épineux sur la partie distale du dernier segment pédonculaire de A_1 (caractère diagnostique d'*Antennuloniscus*) ainsi que *H. spatulifrons* et *H. helgei* dont la forme du rostre et la fusion plus ou moins prononcée des prn. 5-6-7 et du pléon les rapprochent du genre *Hydroniscus*. De même, *H. telus* présente des caractères au niveau de la forme du telson et de la fusion des trois derniers péréionites qui lui confèrent des liens à la fois avec le genre *Abyssoniscus* et le genre *Hydroniscus*. Les trois dernières espèces (*H. bruuni*, *H. belyaevi*, *H. tuberculatus*) demeurent isolées au sein de cette classification, sans liens particuliers entre elles.

III. Discussion phylogénique

Le moyen le plus sûr de reconstituer l'histoire d'une famille est de s'appuyer sur l'observation des séquences fossiles ; bien entendu cette approche est exclue dans notre cas. Reconstruire la phylogenèse d'un groupe systématique à partir de l'étude des caractères des espèces actuelles est une entreprise extrêmement délicate. Reconnaissons avec Blackwelder (1967) que les faits phylogéniques ne sont jamais clairement définis et souvent basés sur des hypothèses dont la validité est rarement sans équivoque. Les relations entre phylo-

genèse et classification constituent l'un des problèmes majeurs de la systématique, source permanente de controverses passionnées et passionnantes. En dépit de ces difficultés, l'attrait d'une discussion sur l'origine et l'évolution d'un groupe zoologique nous a conduit à engager cette démarche sur la famille des Haploniscidae.

Plusieurs études de ce type ont déjà été tentées sur la faune abyssale, notamment à propos du genre *Storthyngura* (Isopode, Asellote) par Birstein (1957) puis George et Menzies (1968). Cette voie ouvre des possibilités de synthèse tout à fait remarquables aux problèmes de l'origine et du maintien des aires biogéographiques. L'étude des Haploniscidae doit fournir un complément d'information dans ce sens.

La distance taxinomique calculée précédemment est bâtie sur plusieurs sortes de similarités ; homologie, convergence, parallélisme et même hasard. La classification obtenue à partir d'une telle distance ne peut être utilisée telle quelle dans une perspective phylogénique. La première précaution à prendre consiste à discuter les caractères ayant un sens évolutif et à faire la distinction entre les ressemblances qui reflètent les liens de descendance et celles qui ne sont pas héritées d'un ancêtre commun.

Concernant la valeur évolutive des caractères, il n'est guère possible de se fonder sur des règles générales ; les principes établissant que l'évolution procède de la structure la plus simple vers la plus complexe ou que le caractère le plus répandu est le plus archaïque sont d'une grande fragilité et la littérature abonde en contre-exemples. Il est préférable semble-t-il de réunir un maximum d'éléments au niveau des Isopodes Asellotes eux-mêmes et d'en discuter l'intérêt évolutif.

Jusqu'à présent, il n'existe pas de formes fossiles connues chez le sous-ordre des Asellotes. Néanmoins les formes les plus primitives (ou plus modestement, les moins transformées) sont indéniablement les formes d'eau douce de la super-famille des Aselloidea et, chez les formes marines, les représentants de la super-famille des Janiroidea (Kussakin, 1973). Les Haploniscidae, toujours selon le schéma très vraisemblable de Kussakin, sont directement issues des Janiroidea. Cette hypothèse, dont la vraisemblance n'a encore été mise en doute par personne, fournit une base de raisonnement à la recherche des caractères archaïques et des caractères évolués. Huit caractères ont été retenus à partir de cette remarque : leur sens évolutif est suggéré comme suit :

1. Apparition et développement des angles latéro-postérieurs du pléon.
2. Réduction et disparition des uropodes ou transformation en massue.
3. Apparition d'une fusion médio-dorsale du prn. 7 avec le pléon, puis des péréionites 6 et 5.
4. Apparition d'une fusion latérale (et dorsale) des prn. 5 et 6. Ce caractère peut être considéré comme un développement du précédent.
5. Transformation du bord latéral du prn. 4 ainsi que des prns. 3 et 2.
6. Fusion des segments 5 et 6 du pédoncule de A_2 avec apparition d'une gouttière sur la face interne.
7. Disparition de l'épine antennaire A_2, régression des segments pédonculaires ou développement de cette même épine en un cône spiniforme robuste.
8. Développement du rostre céphalique.

La signification évolutive des caractères 1, 2, 3 et 4 a déjà été soulignée et commentée par Birstein (1971). Les caractères 6 et 7 traduisent toutes les modifications développées chez les Haploniscidae au niveau du pédoncule de A_2, le pédoncule antennaire primitif hypothétique étant, selon les critères des Janiroidae, composé de six articles distincts et orné d'une épine sur le 3e segment. Le caractère 8 est plus ambigu : l'absence de rostre

véritable chez les Janiridae, considérés parmi la super-famille des Janiroidea comme les plus primitifs, est une indication importante. Il est cependant difficile d'en faire un argument décisif si l'on tient compte de la présence de rostre chez les Strenetriidae, famille comportant également de nombreux caractères primitifs. En définitive, la signification évolutive du rostre demeure incertaine et le caractère 8 n'est pas retenu dans notre hypothèse phylogénique. La valeur évolutive des caractères énumérés ci-dessus tend à attribuer aux genres *Aspidoniscus*, *Abyssoniscus*, *Antennuloniscus* et *Hydroniscus* une signification phylogénique. Il en est de même pour les groupes A et B du genre *Haploniscus* dont la répartition biogéographique confirme notre hypothèse. La réalité phylogénique des groupes C et D est beaucoup plus ambiguë, la signification évolutive du rostre céphalique n'étant pas clairement définie. S'il est impossible de reconstituer l'évolution des Haploniscidae au niveau des espèces, il semble tout au moins raisonnable de déduire au niveau des groupes dégagés ci-dessus, une hypothèse phylogénique sur les bases des sept caractères discutés dans ce chapitre.

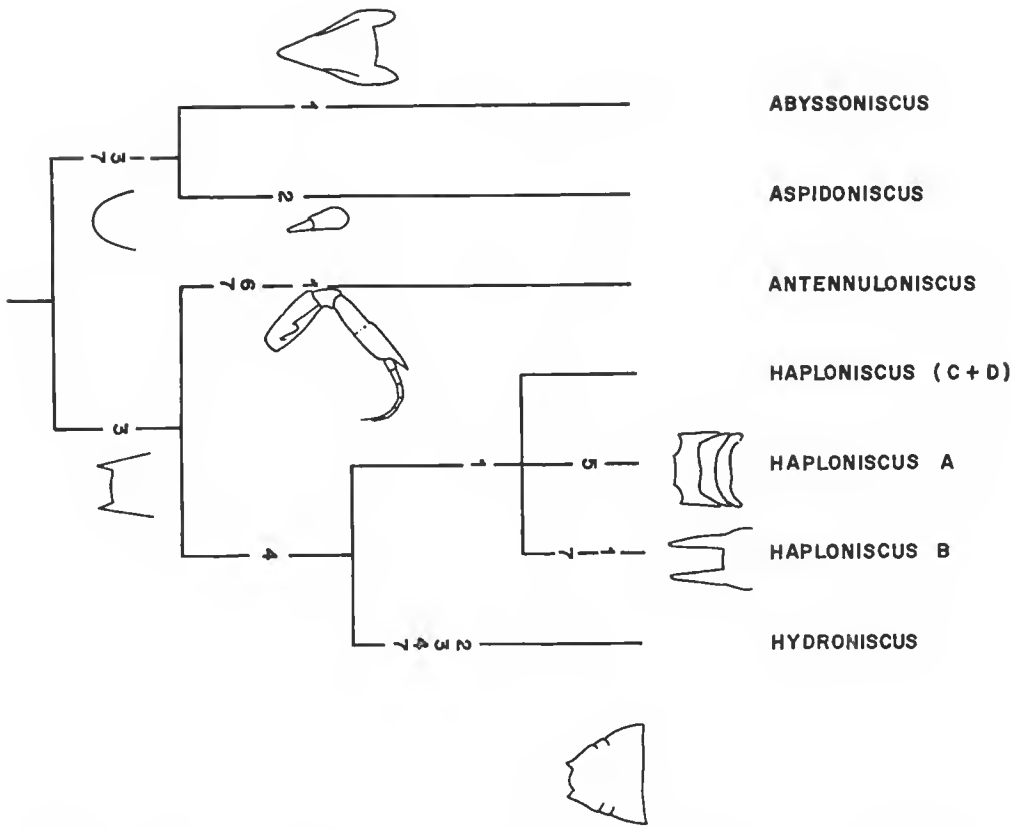

Fig. 4. — Hypothèse cladistique selon le principe de l'arbre minimum de Camin et Sokal. Liens phylogéniques entre les genres de la famille des Haploniscidae et les groupes A, B et (C + D) du genre *Haploniscus*.

Chaque caractère, considéré isolément, conduit à une hypothèse différente car chaque genre ou groupe d'espèces réunit à la fois des caractères primitifs et évolués. Afin de construire un arbre synthétique, compatible avec les sept caractères retenus, l'approche développée par Camin et Sokal (1965) fondée sur la recherche de l' « arbre minimum » a été employée. Cette méthode (appliquée par Daget, 1966, à l'étude systématique des Citharininae) repose sur le principe de la « parcimonie » et vise à reconstituer l'arbre phylogénique comportant le plus petit nombre de pas évolutifs. Farris (1973) a développé une argumentation détaillée en faveur de cette approche qui compte autant de partisans que d'adversaires parmi les systématiciens contemporains. Dans notre cas, le principe de la parcimonie représente une règle de décision (parmi d'autres également possibles) avec la réserve qu'il ne constitue pas nécessairement un principe phylogénique généralisable.

L'arbre obtenu par cette méthode (fig. 4) met en évidence deux branches principales. L'une est constituée par *Aspidoniscus* et *Abyssoniscus*, tous deux caractérisés par l'absence d'angles latéro-postérieurs au pléon, les prns 5 et 6 non modifiés, la limite du prn. 7 et du pléon visible dorsalement et l'absence d'épine sur le pédoncule de A_2. Les modifications développées par cette branche évolutive sont originales par rapport au reste des Haploniscidae, allongement en pointe de la partie postérieure du pléon (*Abyssoniscus*) et transformation de l'uropode en massue (*Aspidoniscus*). La seconde branche réunit les formes ayant développé des angles aux bords latéro-postérieurs du pléon. Le genre *Antennuloniscus* s'en détache relativement tôt par la construction d'une structure antennaire tout à fait particulière. *Hydroniscus* s'isole ensuite par la fusion totale des prn. 5 et 6, ainsi que par la disparition de l'épine du pédoncule antennaire de A_2 et l'absence de distinction marquée entre le pédoncule et le flagellum de A_1 et A_2.

Enfin la coupure du genre *Haploniscus* apparaît avec les modifications des prns. 2-3-4 dans le groupe A, et le développement aberrant des angles postérieurs du pléon dans le groupe B. Le groupe (C + D) très hétérogène ne peut être considéré comme une unité phylogénique et par conséquent, sa place dans cette hypothèse ne revêt pas de signification particulière.

Birstein (1971) reconnaissait également deux branches évolutives au sein des Haploniscidae : l'une constituée par *Abyssoniscus* (le genre *Aspidoniscus* n'étant pas encore découvert) directement héritée d'une hypothétique forme ancestrale commune ; l'autre réunissant *Haploniscus* et *Antennuloniscus* d'une part et *Hydroniscus* d'autre part. L'hypothèse de Birstein est fondée sur les caractères du telson et des trois derniers péréionites ; elle ne prend donc pas en compte les modifications du pédoncule de A_2, lesquelles nous conduisent à avoir un point de vue différent sur la place d'*Antennuloniscus* vis-à-vis d'*Haploniscus* et d'*Hydroniscus*. A cette différence près, le schéma phylogénique proposé dans ce travail rejoint les réflexions de Birstein (1971).

Les divergences observées entre le dendrogramme (fig. 3) et le cladogramme (fig. 4) concernent essentiellement les groupes A et B du genre *Haploniscus* ; l'hypothèse cladistique accorde beaucoup moins d'importance à leur individualisation (apparemment récente) que ne le fait l'analyse phénotypique.

Conclusions

Une double approche, phénotypique et phylogénique permet d'éclaircir la systématique des Haploniscidae, famille réputée homogène et complexe.

L'étude des relations phénotypiques est abordée par l'application conjointe de deux techniques de classification complémentaires : l'Analyse des Correspondances traduisant essentiellement, dans notre exemple, les affinités inter-genres, et l'analyse hiérarchique dégageant plus précisément les affinités entre les espèces d'un même genre.

Le choix du χ^2 en tant que distance taxinomique permet d'introduire une pondération probabiliste des caractères au sens de Smirnov (1968). Le codage en binaire des caractères attributifs, bivalents et multivalents est un moyen de conserver une certaine homogénéité aux données. Ces choix comportent une part d'arbitraire que l'analyse mathématique ne réduit en aucune façon ; par contre, son emploi se justifie par sa puissance de synthèse qui permet de résumer globalement les affinités morphologiques entre les 73 représentants de la famille des Haploniscidae.

Les résultats obtenus confirment la valeur systématique des genres *Abyssoniscus*, *Aspidoniscus*, *Antennuloniscus*, *Hydroniscus*, et précisent leurs affinités morphologiques. Le genre *Haploniscus* est divisé en quatre groupes et neuf sous-groupes dont les critères de discrimination sont : transformation du bord latéral antérieur des péréionites 2, 3 et 4 (A), développement des angles postérieurs du pléotelson et transformation de l'épine antennaire de A_2 (B), ligne frontale du céphalon concave (C) et présence du rostre (D). Cette classification comporte des espèces satellites (proches d'un groupe) et des espèces non classées.

Une discussion sur la valeur évolutive de quelques caractères privilégiés conduit à attribuer une signification phylogénique aux genres *Abyssoniscus*, *Aspidoniscus*, *Antennuloniscus*, *Hydroniscus* et aux groupes A et B du genre *Haploniscus*. Un schéma évolutif, fondé sur « l'arbre minimum » de Camin et Sokal (1965) fait apparaître deux lignées principales issues d'une hypothétique forme ancestrale ; la première est constituée par *Abyssoniscus* et *Aspidoniscus*, tandis que la seconde est elle-même subdivisée en deux rameaux secondaires séparant *Antennuloniscus* d'un côté et l'ensemble *Hydroniscus*, *Haploniscus* de l'autre. La séparation des groupes A et B au sein du genre *Haploniscus* semble relativement récente et leur valeur phylogénique limitée. Il est fort délicat d'apprécier le poids et l'intérêt respectif de ces deux approches (phénotypique et phylogénique) dans la discussion systématique de ce travail. Du point de vue de la rigueur du raisonnement et des principes, l'arbre phénotypique (fig. 3) traduisant une réalité statistique est certainement plus robuste que l'arbre phylogénique qui n'est qu'une déduction reposant sur un nombre important d'hypothèses préalables (tant au niveau de la valeur évolutive des caractères que de la méthode de construction). L'approche phylogénique, plus ambitieuse dans ses objectifs, offre des résultats moins crédibles, et le schéma issu de cette étude n'est qu'une approximation vraisemblable de la phylogenèse des Haploniscidae ; son intérêt n'en est pas moins primordial lorsqu'on cherche à donner à la classification un sens évolutif. C'est pourquoi, au terme de cette discussion, la création d'un ou deux genres nouveaux au sein des *Haploniscus* (correspondant aux groupes A et B) ne paraît pas s'imposer aussi clairement que le laissait entrevoir l'étude des relations phénotypiques. Il paraît donc raisonnable de soumettre ces bases de réflexion aux spécialistes du groupe qui ne manqueront pas de formuler leur opinion.

ANNEXES

I. Liste des espèces de la famille des Haploniscidae

Genre *Haploniscus* Richardson, 1908

1. *H. acutirostris* Menzies, 1972.
2. *H. acutus* Menzies, 1962.
3. *H. antarcticus* Vanhöffen, 1914.
4. *H. armadilloides* Hansen, 1916.
5. *H. belyaevi* Birstein, 1963.
6. *H. bicuspis* (G. O. Sars, 1879).
7. *H. bruuni* Menzies, 1972.
8. *H. capensis* Menzies, 1972.
9. *H. charcoti* Chardy, 1975.
10. *H. concavus* Menzies, 1972.
11. *H. curvirostris* Vanhöffen, 1914.
12. *H. elevatus* Menzies, 1962.
13. *H. excisus* Richardson, 1908.
14. *H. foresti* Chardy, 1974.
15. *H. furcatus* Chardy, 1974.
16. *H. generalis* Menzies, 1972.
17. *H. gibbernasutus* Birstein, 1971.
18. *H. gratissimus* Menzies, 1972.
19. *H. gratus* Menzies, 1972.
20. *H. helgei* Wolff, 1962.
21. *H. hydroniscoides* Birstein, 1963.
22. *H. inermis* Birstein, 1971.
23. *H. ingolfi* Wolff, 1962.
24. *H. intermedius* Birstein, 1971.
25. *H. kermadecensis* Wolff, 1962.
26. *H. laticephalus* Birstein, 1968.
27. *H. latus* Birstein, 1971.
28. *H. menziesi* Birstein, 1963.
29. *H. minutus* Menzies, 1962.
30. *H. monodi* Chardy, 1974.
31, *H. myriamae* Chardy, 1974.
32. *H. nondescriptus* Menzies, 1962.
33. *H. obtusifrons* Chardy, 1974.
34. *H. ovalis* Menzies, 1962.
35. *H. oviformis* Birstein, 1968.
36. *H. parallelus* Menzies, 1962.
37. *H. percavix* Menzies, 1962.
38. *H. polaris* Menzies, 1962.
39. *H. princeps* Menzies, 1962.
40. *H. profundicola* Birstein, 1971.
41. *H. pygmaeus* Birstein, 1969.
42. *H. quadrifrons* Menzies, 1962.
43. *H. retrospinis* Richardson, 1908.
44. *H. reyssi* Chardy, 197.
45. *H. robinsoni* Menzies et Tinker, 1960.
46. *H. rostratus* (Menzies, 1962).
47. *H. rugosus* Menzies, 1962.
48. *H. similis* Birstein, 1968.
49. *H. spatulifrons* Menzies, 1962.
50. *H. spinifer* Hansen, 1916.
51. *H. telus* Menzies, 1962.
52. *H. tricornoides* Menzies, 1962.
53. *H. tricornoides* Menzies, 1962.
54. *H. tridens* Menzies, 1962.
55. *H. trituberculatus* Menzies, 1962.
56. *H. tropicalis* Menzies, 1962.
57. *H. tuberculatus* Menzies, 1962.
58. *H. ultraabyssalis* Birstein, 1963.
59. *H. unicornis* Menzies, 1956.

Genre *Antennuloniscus* Menzies, 1962

A.1. *A. armatus* Menzies, 1962.
A.2. *A. dilatatus* Chardy, 1974.
A.3. *A. dimoceras* Barnard, 1920.
A.4. *A. ornatus* Menzies, 1962.
A.5. *A. quadratus* Menzies, 1967.
A.6. *A. subellipticus* Menzies, 1967.

Genre *Hydroniscus* Hansen, 1916

H.1. *H. abyssi* Hansen, 1916.
H.2. *H. ornatus* Menzies, 1962.
H.3. *H. minutus* Birstein, 1963.
H.4. *H. quadrifrons* Menzies, 1962.
H.5. *H. vandeli* Chardy, 1974.
H.6. *H. vitjazi* Birstein, 1963.

Genre *Abyssoniscus* Birstein, 1971

AB. *A. ovalis* Birstein, 1971.

Genre *Aspidoniscus* Menzies et Schultz, 1967

AS. *A. perplexus* Menzies et Schultz, 1967.

II. Liste des caractères analysés

1. Rapport longueur totale du corps (= taille)/largeur.
2. Ornementation de la face dorsale du corps (lisse ou granuleux).
3. Longueur du rostre céphalique.
4. Forme de l'extrémité du rostre (ronde ou pointue).
5. Rostre simple ou découpé.
6. Rostre droit ou courbé (vers la face supérieure ou inférieure).
7. Forme de la ligne frontale (concave, droite, convexe).
8. Premier article pédonculaire de A1 visible ou non visible dorsalement.
9. Rapport taille/longueur du céphalon.
10. Rapport taille/longueur du telson.
11. Rapport longueur des péréionites 1-4/péréionites 5-7.
12. Extrémité antérieure du bord latéral du péréionite 4 épineuse ou arrondie.
13. Extrémité postérieure du bord latéral du péréionite 4 épineuse ou arrondie.
14. Bord latéral du péréionite 4 développé vers l'avant.
15. Bord latéral du péréionite 4 développé vers l'arrière.
16. Extrémité antérieure du bord latéral du péréionite 3 épineuse ou arrondie.
17. Extrémité postérieure du bord latéral du péréionite 3 épineuse ou arrondie.
18. Bord latéral du péréionite 3 développé vers l'avant.
19. Bord latéral du péréionite 2 développé vers l'avant.
20. Bord latéral du péréionite 1 développé vers l'avant.
21. Ligne latérale du corps entre les péréionites 5 et 6, continue ou discontinue.
22. Ligne latérale du corps entre les péréionites 6 et 7 continue ou discontinue.
23. Ligne latérale du corps entre le péréionite 7 et le pléon, continue ou discontinue.
24. Coalescence dorsale des péréionites 5 et 6.
25. Soudure totale des péréionites 5 et 6.
26. Coalescence dorsale des péréionites 6 et 7.
27. Coalescence dorsale du péréionite 7 et du pléon.
28. Présence d'un pléon encastrant le péréionite 7.
29. Développement des angles latéro-postérieurs du pléon.
30. Forme de l'extrémité du pléon (concave, droite, convexe).
31. Nombre d'article de A 1.
32. Développement du processus épineux sur le 3e segment pédonculaire de A1.
33. 5e et 6e segment pédonculaire de A1 fusionnés.
34. Présence d'une gouttière sur les segments 5 et 6 de A 1.
35. Présence d'un processus épineux apical sur le 5e segment de A 1.
36. Présence d'un processus épineux apical sur le 6e segment de A 1.
37. Longueur de l'uropode.
38. Uropode transformé en gourdin.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Benzecri, F., et coll., 1973. — L'analyse des données. I — La taxinomie. II — L'Analyse des Correspondances. Dunod, Paris, 615 p et 619 p.

Birstein, J. A., 1957. — Certain peculiarities of the ultra-abyssal fauna at the example of the genus *Storthyngura* (Crustacea, Isopoda, Asellota) (en Russe). *Zool. Zh.*, **36** : 961-985.

— 1971. — Complément à la faune des Isopodes de la fosse des Kourile Kamchatka (en russe). *Trudy Inst. Okeanol., Moskva*, **92** : 162-238.

Blackwelder, R. E., 1967. — Taxonomy. Wiley, New York, 698 p.

Chardy, P., 1974. — Les Haploniscidae (Crustacés Isopodes Asellotes) de l'Atlantique. Description de huit espèces nouvelles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 243, Zoologie 167 : 1137-1167.

— 1975. — Isopodes nouveaux des campagnes Biaçores et Biogas IV en Atlantique Nord. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 303, Zool. 213 : 689-708.

Camin, J. H., et R. R. Sokal, 1965. — A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* **19** : 311-326.

Cordier, B., 1965. — L'Analyse des Correspondances. Thèse Fac. Sc. Rennes, 100 p.

Daget, J., 1966. — Taxonomie des Citharininae (Poissons, Characiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **38** (4) : 376-386.

Farris, J. S., 1973. — On the use of the parsimony criterion for inferring evolutionary trees. *Syst. Zool.*, **22** : 250-256.

George, R. Y., and R. J. Menzies, 1967. — Distribution and probable origin of the species in the deep-sea isopod genus *Storthyngura*. *Crustaceana*, **15** (2) : 171-187.

Kussakin, O. G., 1973. — Peculiarities of the Geographical and Vertical Distribution of Marine Isopods and the Problem of Deep Sea Fauna Origin. *Marine Biol.*, **23** : 19-34.

Menzies, R. J., 1962. — The Isopods of abyssal depths in the Atlantic Ocean. *Vema Res. Ser.*, **1** : 79-206.

Menzies, R. J., et G. A. Schultz, 1967. — Antartic Isopod Crustacea. II. Families Haploniscidae, Acanthaspidiidae and Jacropsidae, with diagnoses of new genera and species. *Biol. Antarctic. Seas*, **3** : 141-184.

Simpson, G. G., 1961. — Principles of animal taxonomy. Columbia Biological Series, 247 p.

Smirnov, E. S., 1968. — On exact methods in systematics. *Syst. Zool.* : 1-13.

Sokal, R. R., et P. H. A. Sneath, 1963. — Principles of Numerical Taxonomy. W. H. Freeman and Company, London, 359 p.

Wolff, T., 1962. — The systematics and biology of bathyal and abyssal Asellota. *Galathea Rep.*, **6** : 1-358.

Manuscrit déposé le 9 novembre 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 476, juillet-août 1977, Zoologie 333 : 899-906.

Achevé d'imprimer le 15 décembre 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.